PERSOONIA
Published by the Rijksherbarium ,Leiden
Volume 9, Part 3, pp. 363–380 (1977)

# DIE STRUKTUREN DER BASIDIOSPORENWAND UND DES APIKULUS, UND DEREN BEZIEHUNG ZUR EXOGENISATION DER SPORE

H. Clémençon

*Institut de Botanique Systématique de l'Université de Lausanne, Suisse*

(Mit 4 Abbildungen und Tafeln 38–48)

Es ist möglich, aus den bisherigen Beobachtungen ein Grundschema der Sporenwand zu entwickeln und die bekannten Strukturen als davon abgeleitet zu verstehen. Die Sporenwand ist aus zwei im Elektronen-mikroskop verschieden aussehenden Substanzklassen aufgebaut, einem elektronenopaken und einem transparenten Material. Die beiden Substanzklassen sind mehr oder weniger vermengt oder entmischt und bilden auf diese Weise zwei Klassen von Tegumenten, das Eusporium und das Myxosporium. Die Tegumente unterliegen modifizierenden Faktoren wie Differenzierung und Reduktion. Die Exogenisation führt von der Endospore zur unechten Exospore und weiter zur echten Exospore. Als unechte Exospore wird eine morphologische Endospore, aber funktionelle Exospore bezeichnet. Die Apophysenwand ist am Aufbau der Sporenwand beteiligt. Deren Außenschicht wird zum Sporothecium, die Innenschicht wird, wenn sie verschleimt, Bestandteil des Myxosporiums, oder, wenn sie nicht verschleimt, des Eusporiums. Totale Reduktion der Sporenwand und Übernahme deren Funktion durch die Apophysenwand führen zur echten Exospore. Einige morphologische Beobachtungen lassen vermuten, dass die Spore aktiv vom Sterigma springt und nicht passiv von der Basidie weggeschleudert wird.

In diesem Aufsatz soll versucht werden, die bisher bekannten Strukturen der Sporenwände der Agaricalen auf eine gemeinsame Basis zu stellen und Entwicklungstendenzen zu beschreiben. Insbesondere wird gezeigt, wie die Basidiosporen verschiedene Stufen auf dem Wege zur echten Exospore erreicht haben.

## DIE ERSTE STUFE DER EXOGENISATION

### Der Begriff der Exogenisation

Eine der mykologischen Grundideen ist die Exogenisation von Zellen, die räumlich verbreitet werden sollen, also der Konidien (im weitesten Sinne) und der Sporen. Klassisches Beispiel liefern die Zygomyceten mit dem Übergang von Sporangien mit vielen Endosporen (Typ *Mucor*) zu Sporangiolen mit wenigen (*Blakeslea*) oder nur einer einzigen Spore (*Cunninghamella*). Endstufe dieser Ent-

wicklung sind die von echten Konidien kaum unterscheidbaren Sporen von *Mycotypha*. Nur ihre doppelte Wand verrät die Sporangiolen-Natur.

Die Exogenisation, der ‚Drang nach aussen', liegt auch der Basidiospore zugrunde. Sie kann jedoch weitergehen, indem die eigentliche Sporenwand reduziert wird und im Extremfalle verschwindet. Damit ist die Stufe der echten Exospore erreicht. Ich behaupte nicht, dass die ursprüngliche Sporocyte ein Ascus war.

Erstes Produkt der Exogenisation, das Resultat der ersten Stufe, ist eine exponierte (exogenisierte) Endospore (Abb. 1). Diese besitzt eine eigene Sporenwand und ist von einer blasigen Ausstülpung der Sporocyte, der Apophyse, umschlossen. Morphologisch sind solche Sporen durchaus noch Endosporen, funktionell hingegen Exosporen, da sich die Apophysenwand wie eine Schicht der Sporenwand benimmt und zusammen mit der Spore die Sporocyte (Basidie) verläßt. Man könnte eine funktionelle, jedoch nicht morphologische Exospore dieser Art eine unechte Exospore nennen.

Unechte Exosporen dieser Stufe bilden innerhalb der Apophyse eine vollständige Sporenwand aus. Zur Zeit der Ablösung vom Sterigma ist die Apophysenwand weitgehend verschleimt.

Schöne Beispiele unechter Exosporen sind die Sporen von *Cortinarius* und der Russulaceen.

## Die Wand des Sterigmas und der Apophyse und deren Differenzierungen auf der ersten Stufe der Exogenisation

Die Basidienwand ist mehr oder weniger deutlich aus zwei Schichten aufgebaut. Eine innere, festere, im Elektronenmikroskop graue und kaum strukturierte Schicht ist von einer aufgelockerten, dunkleren und schleimigen Schicht bedeckt.

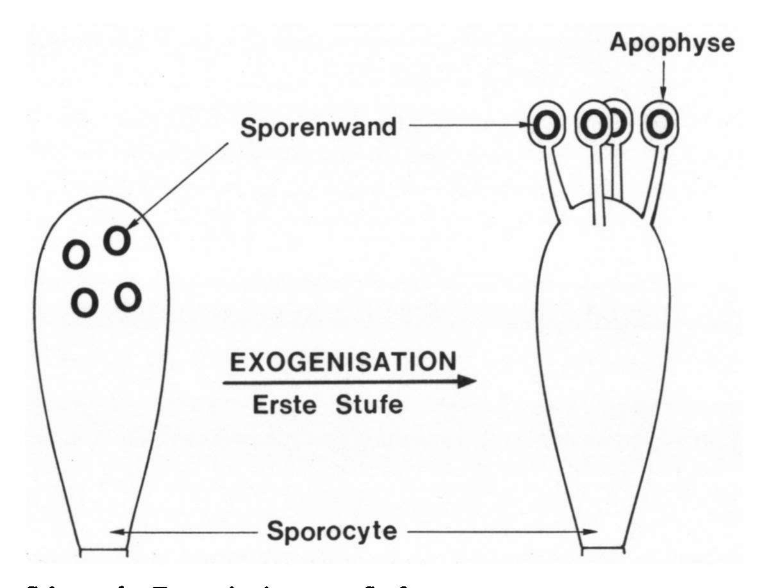



Abb. 1. Schema der Exogenisation, erste Stufe.

Die Sterigmenwand erscheint im Elektronenmikroskop homogen einschichtig und gegen außen scharf begrenzt. Die flockig-schleimige Außenschicht der Basidienwand verdünnt sich am Fusse des Sterigmas und wird unsichtbar (Taf. 38). Es kann nicht entschieden werden, ob sie auf dem Sterigma fehlt, oder ob sie so stark kondensiert ist, daß sie von der Innenschicht nicht mehr unterschieden werden kann.

Die Apophysenwand ist zunächst einschichtig, homogen und nach außen scharf begrenzt und entspricht genau der Sterigmenwand. Sehr bald aber können Veränderungen festgestellt werden. Zunächst tritt eine flockigschleimige Außenschicht auf. Es ist jedoch völlig unklar, ob es sich um eine Neubildung (Verschleimung) aus der nackten, homogenen Apophysenwand handelt, oder ob die äußere Schicht der Basidienwand hier wiederum sichtbar wird. Im ersten Fall sind die ganze Apophysenwand und ihre Differenzierungen nur der Innenschicht der Basidienwand homolog; im zweiten Fall ist die Apophysenwand der ganzen Basidienwand homolog.

Wie dem auch sei, die Apophysenwand ist frühzeitig in eine äußere und eine innere Schicht gegliedert, die sich während der Sporenreifung verschieden verhalten.

In den Schnitten durch Sterigma, Apikulus und Spore scheint die Sterigmenwand in die Sporenwand kontinuierlich überzugehen (Taf. 41A). Über der Sporenwand und von dieser getrennt durch das dünne, transparente Endosporothecium, liegt eine feine, heterogene, opake Schleimschicht, das Ektosporothecium. Beide zusammen bilden des Sporothecium, welches aus der äußeren Schicht der Apophysenwand hervorgegangen ist (Taf. 39A).

Die innere Schicht der Apophysenwand wird im Laufe der Sporenreifung stärker opak und verschleimt langsam, während die eigentliche Sporenwand daran angelagert wird (Taf. 39B). Die Anlagerung von Wandmaterial an die innere Schicht der Apophysenwand drückt sich in deren Verdickung aus, so dass die eigentliche Sporenwand und die innere Apophysenwand zu einer kontinuierlich aussehenden Einheit verschmelzen. Dies ist möglich, da die ersten Ablagerungen der Sporenwand ebenfalls schleimig oder gallertig sind. Die junge Apophyse ist in diesem Stadium im Lichtmikroskop stark cyanophil, was erfahrungsgemäß schleimigen oder gallertigen, elektronenopaken Schichten im Elektronenmikroskop entspricht.

Es sei gleich vorweggenommen, daß in der Endphase der zweiten Stufe der Exogenisation die innere Schicht der Apophysenwand nicht verschleimt und daß die ersten Ablagerungen der Sporenwand nicht oder kaum schleimig sind. Solche Apophysen sind acyanophil.

Die Differenzierungen der inneren Schicht der Apophysenwand sind also nicht überall die gleichen, sondern sind eng mit dem jeweiligen Stand der Exogenisation verbunden.

## Allgemeine Struktur der Sporenwand und die Differenzierungen ihrer Tegumente auf der ersten Stufe der Exogenisation

Die Permanganat-Fixierung (Clémençon, *1973*) differenziert in der reifen Sporenwand zwei Arten von Substanzen, elektronenopake und elektronentransparente. Es ist unbekannt, ob es sich um je eine oder mehrere Substanzen handelt, doch ist

letzteres wahrscheinlicher. In Anlehnung an meine bisherigen Arbeiten (vor allem Clémençon, *1970*) werden die dunklen, opaken Substanzen Tunica-Material, die hellen, transparenten Corium-Material genannt.

Gleichzeitige Ablagerung von Coriummaterial und von Tunicamaterial (oder andere Vermengungs-Mechanismen), sowie mengenmäßige Unterschiede zwischen den beiden Materialien führen zu verschiedenartigen Mischungen. Sowohl die Proportionen, als auch die Art der Verteilung sind charakteristisch für die Vermengungen. Diese sind heterogen, und das dunkle Tunicamaterial befindet sich in gleichmäßiger oder ungleichmäßiger, grober bis feiner Suspension im hellen Coriummaterial verteilt.

Tritt das Coriummaterial in reiner Form auf, also ohne Beimischung dunklen Materials, so bildet es ein transparentes, homogenes Tegument, das Corium. In der Regel ist es eine innere Schicht, oft gegen das Cytoplasma grenzend und entspricht dann meist dem Endosporium der älteren Terminologie.

Wenn das Corium von dunklem Tunicamaterial durchsetzt ist, so sprechen wir von einem tunikisierten Tegument, welches Coriotunica genannt wird. Diese kann mehr oder weniger stark tunikisiert sein, so daß Zonierungen innerhalb der Coriotunica entstehen. Diese Zonen haben nicht den Wert von Tegumenten, denn sie gehören alle einem einzigen Tegument an. Solche Zonen brauchen weder vollständig, noch überall gleich dick zu sein, und sie können auf bestimmte Regionen beschränkt bleiben, oder unregelmäßig auftreten, oder auf kleine Flocken beschränkt bleiben. Als Beispiele seien *Pholiota* und *Kuehneromyces* genannt (Clémençon, *1974*; Taf. 39C).

Die Coriotunica ist weit verbreitet, und wegen ihrer relativ hohen mechanischen und chemischen Resistenz wird sie auch Sclerosporium genannt (Besson, *1970*; Besson & Kühner *1972*).

Corium und Coriotunica bilden die interne, feste und resistente Klasse der Tegumente, das Eusporium (Besson, *1972*).

Das Eusporium ist in vielen Fällen von einem weniger resistenten, meist gallertigen oder gar schleimigen Myxosporium bedeckt (Besson, *1972*). Bei manchen Sporen gelingt es, das Eusporium vom Myxosporium mechanisch zu trennen, indem die Sporen zwischen Deckglas und Objektträger gequetscht und gerieben werden (Taf. 39D, E).

Das Myxosporium entsteht aus der verschleimenden Innenschicht der Apophysenwand und daran zusätzlich angelagerten Mucosubstanzen. Die gesamte Schleimschicht, das primäre Mucostratum, wird vor der Synthese des Coriummateriales angelegt. In den meisten Fällen geht die Produkten von Mucosubstanzen auch nach dem Beginn der Coriummaterial-Synthese weiter. Auf diese Weise wird das transparente Coriummaterial von opakem Material durchsetzt. In der reifen Sporenwand kondensieren die Mucostratum-Partikel zum dispergierten Tunicamaterial der Coriotunica. Falls die Synthese des Coriummateriales nach Einstellung der Produktion der Mucosubstanzen weitergeht, entsteht als innerste Schicht des Eusporiums das Corium. Es ist wichtig zu verstehen, daß das Eusporium meist von myxosporialen Substanzen durchsetzt ist.

Das über dem Eusporium gelegene primäre Mucostratum wird während der Sporenreifung zum Myxosporium. Dieses kann in einer von vieren verschiedenen Formen auftreten, welche als verschiedene Tegumente gewertet werden.

(a) Die homogene, elektronenopake und verhältnismäßig feste Form des Myxosporiums ist die Tunica, wie sie bei *Rhodophyllus* auftritt (Taf. 40A). Sie ist eher selten und stellt eine Kondensation des primären Mucostratums dar. Ihr chemisches Verhalten, besonders die Löslichkeit in Kalilauge, charakterisieren dieses Tegument im Lichtmikroskop.

Die Tunica ist eine reine Form der Tunicasubstanz, wie sie auch in der Coriotunica vorkommt. In meiner ersten Arbeit über die Architektur der Sporenwände (Clémençon, *1970*), wird sie als eine von drei Grundtegumenten gewertet, und in meiner Zusammenstellung von 1973 (erschienen in Singer, *1975*) wird sie zum Eusporium gezählt. Dies ist ein Irrtum, bedingt durch die Verbindung Corium – Coriotunica – Tunica, wie sie in der reifen Spore zutage tritt. Die Ontogenie der Sporenwand lehrt uns nun, daß die opaken Substanzen zum Myxosporium gehören, und dass die Coriotunica, wie schon erwähnt, myxosporiale Elemente enthält. Das Grundschema der Sporenwand wird viel einfacher und verständlicher, wenn die Tunica zum Myxosporium gestellt wird.

Die Einstufung der Tunica als Myxosporium wird durch die Löslichkeit in Kalilauge bestätigt. Es ist auch diese Löslichkeit, welche Besson & Kühner überzeugte, daß die Außenschicht der *Rhodophyllus*-Sporen dem Myxosporium angehört (Besson, *1972*). Da ich damals die Tunica als zum Eusporium gehörend betrachtete, wurde die Bezeichnung Pseudotunica provisorisch vorgeschlagen (siehe Clémençon, *1974*). Diese fällt nun natürlich dahin.

(b) Weit häufiger ist die Epitunica, welche bei *Cortinarius* in Einzelheiten bekannt geworden ist (Clémençon, *1973*). Bei der Bildung einer vollständigen Epitunica spielen sich folgende Differenzierungen ab. Innerhalb der Apophyse wird zuerst das dunkle, primäre Mucostratum abgelagert. Nachdem eine bestimmte Dicke erreicht wurde, beginnt sich das Mucostratum an verschiedenen Stellen zu verfestigen und wird dabei zunehmend elektronentransparent. Auf der Oberfläche der Coriotunica bildet sich so eine dünne, helle und recht feste Schicht, das Podostratum, welches in Schnitten durch die Wand als feine, helle Linie die Coriotunica von der Epitunica trennt. Deshalb wurde das Podostratum auch als selbständiges Tegument aufgefaßt und Mediostratum genannt. Die viel voluminöseren, weiniger transparenten und auch weniger harten Kondensationen in der Epitunica gehören dem Cerostratum an, so genannt wegen dessen wachsartiggallertigen Konsistenz. Diese Inseln reichen vom Podostratum bis oft zur Apophysenwand, können aber schmal und isoliert bleiben. Oder sie können größer werden, teilweise oder ausgedehnt anastomosieren oder zusammenfließen und nur isolierte Löcher frei lassen. Der Raum zwischen den Inseln oder Adern und die Löcher des Cerostratums sind einige Zeit mit dem Schleim des primären Mucostratums ausgefüllt. Mit zunehmender Reifung der Sporen vermindert sich dieser Schleim, und so werden die Warzen, Kreten oder

Löcher der Epitunica geformt. Ein weiterer Fall ist die Bildung von Höhlen, wie sie bei *Cortinarius*, besonders in der Untergattung *Phlegmacium*, häufig sind, oder wie sie sehr schön bei *Fayodia bisphaerigera* auftreten. Hier hat sich entlang der Apophysenwand eine dünne Schicht des primären Mucostratums verfestigt, so daß beim Schwund des Restschleimes eine Höhle auftritt, die von einer dünnen Decke des Cerostratums überdacht ist. Alle Oberflächen der Höhlen, Löcher und Warzen sind dauernd von einem dünnen Mucostratum bedeckt.

Neben diesen Formen der Epitunica, welche Ornamentationen bilden, kommt auch eine homogene Epitunica vor, die bei einigen glatten Sporen, z. B. bei *Galerina medullosa*, zu finden ist. Bei dieser Art ist das Cerostratum eine durchgehende, dicke, in das Mucostratum eingebettete Schicht mit nur wenigen, kleinen, helleren Kondensationen (Taf. 40B). Die solchermassen gleichmäßige Epitunica kann leicht mit einer Coriotunica verwechselt werden, aber die Auflösung in KOH oder in Chromtrioxid zeigt die Homologie mit der Epitunica der Cortinarien an.

(c) Eine weitere Differenzierung des primären Mucostratums ist das Holotectum, bestehend aus Tectum und Interstratum (Clémençon, *1970*). Das Tectum ist eine feste, elektronentransparente Schicht mit scholligem Aufbau. Die Schollen fügen sich in der Regel eng aneinander und können zum Teil zusammenfließen. Das restliche Mucostratum befindet sich zwischen dem Tectum und der zum Sporothecium gewordenen äußeren Apophysenwand und heißt deshalb Interstratum. Von diesem dringen feine Adern zwischen die Schollen des Tectums, so daß dieses gegen die Oberfläche zu auf charakteristische Weise aufgelockert und geädert wird.

Es ist heute klar geworden, daß das Interstratum zum Tectum das gleiche Verhältnis hat, wie das Mucostratum zum Rest der Epitunica. Die Logik verlangt, daß das Interstratum mit der hellen Schicht zu einem einzigen Tegument vereinigt wird. Der Stabilität der Terminologie Willen soll die helle Schicht weiterhin Tectum genannt werden. So muß denn für das Tegument, 'Tectum+Interstratum' ein neuer Name gefunden werden. Es wird hier H o l o t e c t u m vorgeschlagen.

Das Tectum kann glatt sein (‚Leiotectum'), oder es kann ausgeprägte Warzen und Kreten tragen, wie bei den Russulaceen.

(d) Die Leptotunica wurde von Capellano & Kühner (*1975*) eingeführt um eine opake, homogene, dünne, der Coriotunica direkt aufliegende Schicht der Sporen von *Pluteus* und *Volvariella* zu bezeichnen. Sie gleicht der Tunica im Aussehen, welche aber dicker und auf die Rhodophyllaceen beschränkt ist, und einen komplexeren Ursprung hat.

Die Leptotunica ist die opak und wahrscheinlich schleimig gewordene Innenschicht der Apophysenwand, die nicht durch sekundäre Schleimanlagerungen verdickt wurde.

Wir haben hier bereits einen Fall beginnender Reduktion der eigentlichen Sporenwand. Die Ablagerung von reinen Mucosubstanzen ist stark oder ganz reduziert, so daß das primäre Mucostratum dünn bleibt (dies ist bei der Tunica nicht der Fall). Die sekundären Mucosubstanzen werden gleich in die Coriotunica eingebaut.

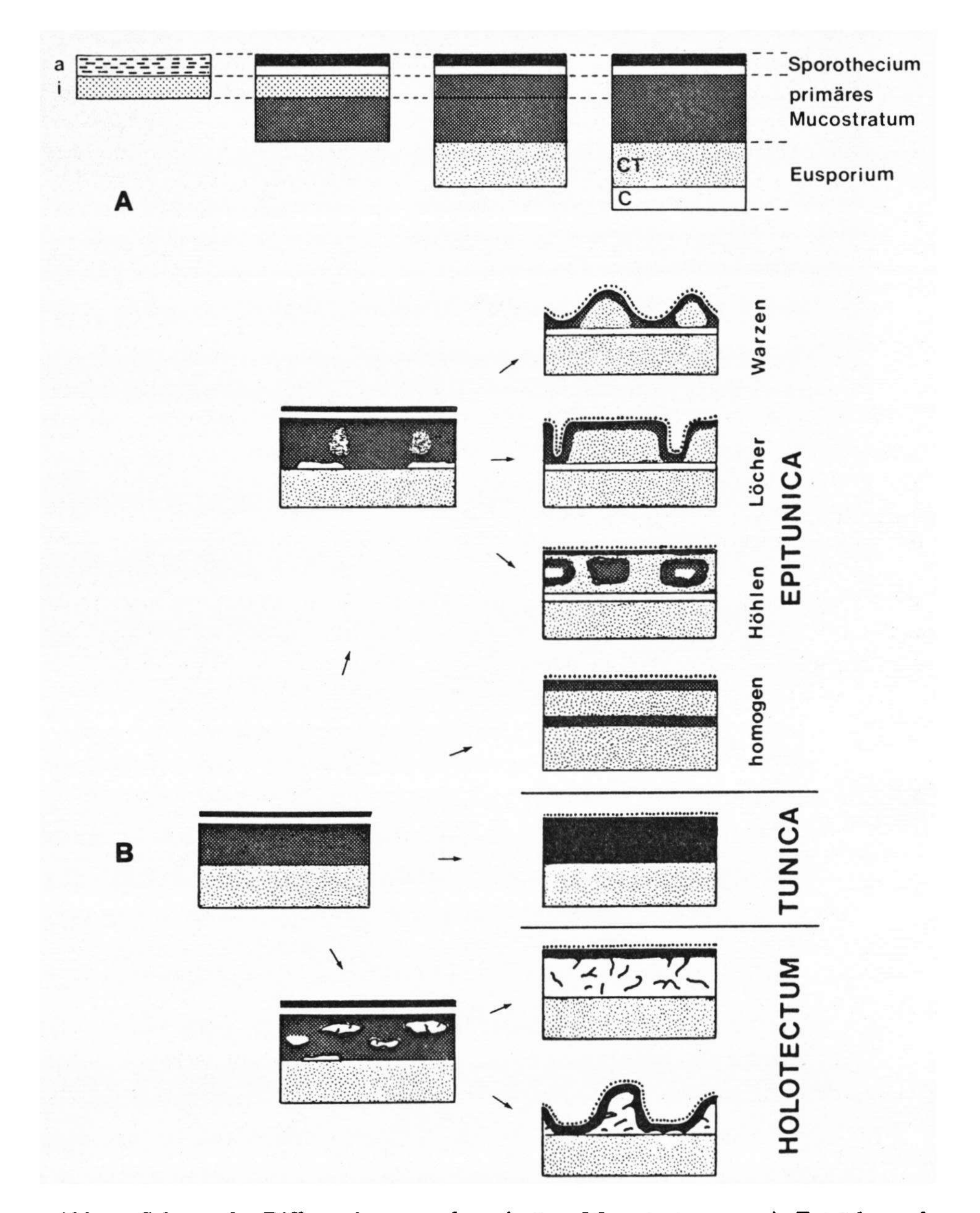



Abb. 2. Schema der Differenzierungen des primären Mucostratums. — A. Entstehung des primären Mucostratums aus der inneren Schicht (i) der Apophysenwand und der daran angelagerten Mucosubstanzen. Die äußere Schicht (a) der Apophysenwand wird zum Sporothecium. — B. Umwandlung des primären Mucostratums in das Myxosporium, das die Formen der Epitunica, der Tunica oder des Holotectums annehmen kann.

Das Ausbleiben eines verdickten primären Mucostratums führt zu Sporen mit reduziertem Myxosporium. Dies ist der erste Schritt zu einer weiterführenden Exogenisation.

Die Differenzierungen des primären Mucostratums und die sich daraus ergebenden Tegumente sind schematisch in der Abbildung 2 zusammengefaßt.

## DIE ZWEITE STUFE DER EXOGENISATION. — REDUKTION DER SPORENWAND

Die zweite Stufe der Exogenisation führt von der unechten Exospore zur echten Exospore; die morphologische Endospore wird zur morphologischen Exospore. Die eigentliche Sporenwand wird reduziert und verschwindet im Extremfalle, und die Apophysenwand übernimmt die Funktionen der Sporenwand.

Die Reduktion der Sporenwand geht parallel mit einer entsprechenden Reduktion des Apikulus. Innerhalb der Agaricalen wurden verschiedene Grade der Reduktion erreicht, und es werden oft einzelne Tegumente stärker betroffen, als andere.

Auf der zweiten Stufe der Exogenisation werden drei Faktoren, nämlich die opaken Substanzen, die transparenten Substanzen und die Pigmente, unabhängig voneinander mehr oder weniger stark reduziert. Im folgenden werden einige Beispiele angeführt, die verschiedene Grade der zweiten Stufe der Exogenisation darstellen.

(a) In einem ersten Reduktionsschritt werden die Ablagerungen der opaken Substanzen an die Apophysenwand verringert oder unterdrückt. Das Myxosporium besteht dann aus einer dünnen, manchmal unregelmäßigen Schleimschicht oder aus einer Leptotunica.

Dieser Grad der Reduktion des Myxosporiums wird von einigen miteinander nicht enger verwandten Agaricalen erreicht, deren Eusporium verschiedene Strukturen zeigt. Bei vielen Coprinaceae bedeckt eine Leptotunica das gut ausgebildete und stark pigmentierte Eusporium (Taf. 41A), bei *Tubaria dispersa* und *Lyophyllum fumatofoetens* finden wir ein unregelmäßiges Mucostratum, das die schleimigen bis gallertigen Ornamentationen der Sporenwand bildet (Taf. 41B, 42, 43).

Es ist schwierig, oft sogar unmöglich, in den Schnittbildern reifer Sporen eine Leptotunica von einer äußeren, stark mit opaken Substanzen durchsetzten Zone der Coriotunica zu unterscheiden. In solchen Fällen können die Homologien mit den Schichten der Apophysenwand durch Untersuchung junger Sporen und deren Sterigmen erkannt werden. Es sollte auch möglich sein, durch differenzierende Ätzung das Myxosporium selektiv wegzulösen und solche Sporen mit intakten zu vergleichen.

(b) In einem weiteren Reduktionsschritt verschwindet das Myxosporium, nicht aber das Sporothecium. Die Innenschicht der Apophysenwand wird Bestandteil des Eusporiums. Bei *Inocybe*-Arten wird eine normale und heterogen strukturierte

Coriotunica direkt an die nicht verschleimende Apophysenwand angelagert. Die Apophysenwand wird zur Coriotunica verdickt, und in den Schnitten erscheint eine Kontinuität der Sterigmenwand mit dem Eusporium. Bei den Inocyben ist die Pigmentation reduziert, und das Sporothecium liegt direkt dem Eusporium auf (Taf. 44A).

(c) Eine weitere Reduktion der Pigmente führt zu farblosen Sporen. Bei *Lepiota*-Arten z. B. besteht die Sporenwand aus einer dicklichen bis dicken, schwach tunikisierten und pigmentlosen Coriotunica (Taf. 44B). Hier ist also die Synthese der opaken Substanzen und der Pigmente, nicht aber (oder nur wenig) die der transparenten Substanzen reduziert.

(d) Bei *Tubaria furfuracea* hat das Gegenteil stattgefunden. Das Eusporium ist durch die Vorherrschaft der opaken Substanzen gekennzeichnet. Die innere Apophysenwand wird opak und wahrscheinlich gallertig-schleimig. An diese Schicht wird nun das Eusporium angelagert, das aber reich an opaken, arm an transparenten Substanzen ist. Apophysenwand und Eusporium verschmelzen zu einer Einheit. Das so entstandene Eusporium ist eine sehr stark von opaken Substanzen durchsetzte, dünne Coriotunica in welcher ebenfalls die Pigmente reduziert sind (Taf. 44C). Wände solcher Bauart sind zart und mechanisch leicht verformbar, und auch chemisch nicht sehr widerstandsfähig.

(e) Eine dünne, pigmentlose, schwach tunikisierte Coriotunica ohne Myxosporium kommt bei einigen Pilzen mit farblosen, dünnwandigen Sporen vor, so bei *Leucocortinarius bulbiger* und bei *Amanita fulva* (Taf. 44D, E).

(f) Bei anderen dünnwandigen und farblosen Sporen ist sowohl das Myxosporium, als auch das Eusporium verschwunden. Die persistente Apophysenwand ersetzt die Sporenwand. Solche Sporen finden wir z. B. bei *Hydropus subalpinus*, *Mycena galopus*, *Oudemansiella* (?) *platyphylla* und vielen weiteren Tricholomataceen (Taf. 44F, G).

Die Phasen der zweiten Stufe der Exogenisation sind in der Abbildung 3 schematisch zusammengefaßt.

## APIKULUS, PUNCTUM LACRYMANS UND SPORENABSPRUNG

Es besteht immer noch eine milde Kontroverse um die korrekte Bezeichnung des Stielchens, mit welchem die Spore dem Sterigma aufsitzt, obschon sie bereits von Josserand (*1952*) gut diskutiert wurde. Er entschied korrekt für ‚Apikulus', und ihm folgten Kühner & Romagnesi (*1953*), Horak (*1968*) und Clémençon (*1973*), während Pegler & Young (*1971*) ‚Hilarappendix' vorziehen. Falsch ist es, Hilum zu sagen, denn so wird die Ablösungsstelle des Apikulus (Narbe oder Loch) genannt. Das hohe Auflösungsvermögen des Elektronenmikroskopes verlangt diese Unterscheidung.

## Morphologie des Apikulus auf der ersten Stufe der Exogenisation

Der Apikulus dickwandiger Sporen (unechter Exosporen) ist anders gebaut, als der dünnwandiger, echter Exosporen. Dies hängt mit der besprochenen Reduktion der Tegumente in der zweiten Stufe der Exogenisation zusammen. Zuerst wird der Apikulus der dickwandigen Sporen besprochen, der noch nicht durch Reduktionen markiert ist.

Der vollständige Apikulus setzt sich aus Apikularwand, Apikulardeckel und Apikularmark zusammen (Clémençon, *1973*). Die Wand ist vom Myxosporium und Sporothecium bedeckt und besteht aus den äußeren Teilen, der Deckel aus den inneren Teilen der Coriotunica. Wand und Deckel bilden zusammen einen meist konischen Hohlraum, in welchem sich das schleimige bis gallertige Mark befindet. Einem Sporenpulver entnommene Sporen haben den Apikularraum nur teilweise mit Mark gefüllt, wobei dieses gegen den Deckel hin zu finden ist, beim Hilum hingegen fehlt. Deshalb stehen die verdünnten Apikularwände über, und es wird ein Loch sichtbar. Es hängt von der Höhe der frei überstehenden Wand und deren Festigkeit oder Schlaffheit ab, ob die Wände aufstehen oder zusammenfallen.

## Puctum lacrymans und Sporenabsprung

Allgemein wird angenommen, die Spore werde bei ihrer Reife passiv abgeschleudert. Man spricht von Sporenabwurf oder Projektion der Sporen. Die wichtigsten dabei beobachteten Ereignisse sind die Ausscheidung eines Tropfens (Fayod, *1889*: 272; Buller, *1922*) oder einer Gasblase (Olive, *1964*), und darauf wurde versucht, eine Theorie der Sporenprojektion zu konstruieren (Salive, *1965*). Neuerdings wurden auch die seit Buller (*1909*) bekannten elektrostatischen Ladungen der Sporen zur Erklärung herbeigezogen (Leach, *1976*).

In einer interessanten Arbeit von van Niel *& al.* (*1972*) wurde vorgeschlagen, daß die Spore aktiv vom Sterigma springt. Die dabei auftretende Blase am Apikulus wird als Gasblase, nicht als flüssiger Tropfen angenommen.

Der Tropfen aber ist nicht eine Täuschung, wie Olive (*1964*) und van Niel *& al.* (*1972*) annehmen, sondern er existiert tatsächlich. Er ist aber nicht mit dem Sporenabsprung verknüpft, sondern wurde von Hugueney (Dissertation, 1978) bei *Coprinus* schon in frühen Phasen der Sporenreifung bei noch farblosen oder schwach gefärbten Sporen beobachtet. Nach seinen Untersuchungen dient eine besondere, stark differenzierte Stelle der dorsalen Seite des Apikulus der Ausscheidung des Tropfens. Diese Stelle ist das Punctum lacrymans (Hugueney, *1972*).

Das Punctum lacrymans kann mehrere Tropfen nacheinander ausscheiden. Seine Funktion liegt (nach Hugueney) in der Entwässerung des Cytoplasmas der reifenden Spore. Dies ist in guter Übereinstimmung mit den interferenzoptischen Messungen von Knecht (*1975*) an den Sporen von *Tricholomopsis rutilans*, die einen Wassergehalt von nur 23,8 $\pm$ 0,1 % aufweisen (berechnet nach den Angaben in Knechts Tabelle).

Das Punctum lacrymans von *Psathyrella subatrata* ist eine Differenzierung der

*Leptotunica* (Taf. 45A). Uber das Punctum lacrymans der Pilze aus anderen Familien weiss man noch nichts oder nur sehr wenig.

Gestützt auf die beschriebenen Beobachtungen und Interpretationen gebe ich folgende, zum Teil hypothetische Beschreibung des Sporenabsprunges. Die Apophyse besitzt zuerst einer zwar dünne, doch feste Wand innerhalb derselben die Sporenwand aufgebaut wird, oder die zur Sporenwand wird (je nach der Stufe der Exogenisation). Mit zunehmender Reifung bildet sich der Apikulus aus, der oben vom Apikulardeckel verschlossen, gegen das Sterigma jedoch offen ist. Das Sterigma wird seinerseits gegen den Apikulus durch einen Pfropfen verschlossen. Die Spore wird, auf der ersten Stufe der Exogenisation, nur durch die modifizierten Schichten der Apophysenwand, also durch das Sporothecium und das Myxosporium, an das Sterigma gebunden. Während der Reifung wird durch das Punctum lacrymans Wasser ausgeschieden und das Cytoplasma der Spore kondensiert. Im Apikulus, zwischen Apikulardeckel und Sterigmapfropfen, entsteht im Mark ein gasgeladener Schleim unter relativ hohem Gasdruck (nach van Niel *& al.*, *1972*, um die 5 atm.). Es kommt nun der Augenblick, wo die Festigkeit der zunehmend verschleimenden Apo-physenwand, auch in der zweiten Stufe der Exogenisation, dem steigenden

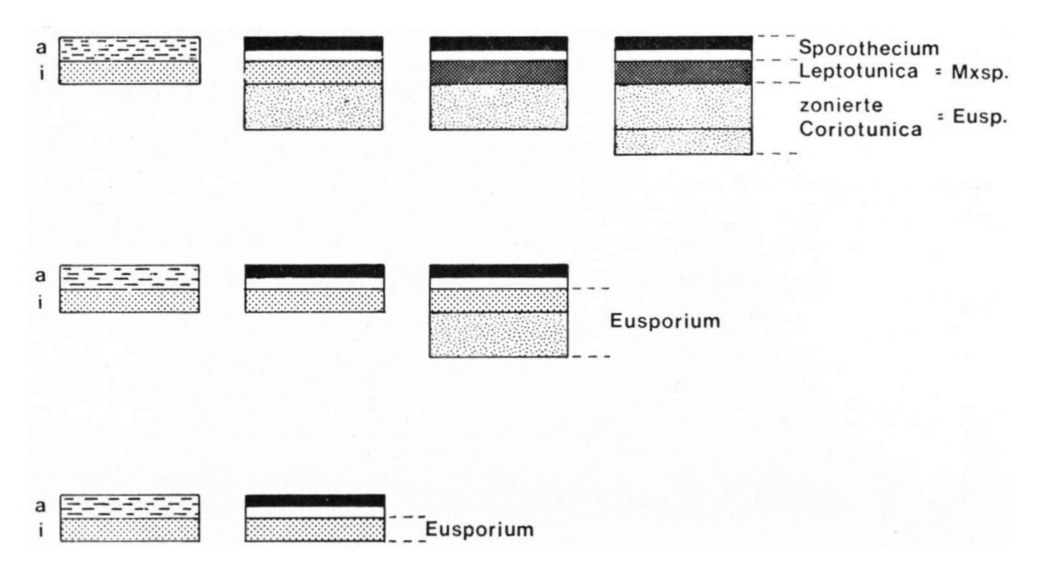



Abb. 3. Schema der zweiten Stufe der Exogenisation. Oben: die innere Schicht (i) der Apophysenwand wird zur Leptotunica, eine gut ausgebildete Coriotunica wird daran angelagert. Diese Stufe kann auch als letzte Phase der ersten Stufe der Exogenisation gewertet werden, wie das im Text geschah. Mitte: Die innere Schicht der Apophysenwand bleibt fest, das Eusporium wird daran angelagert, (i) wird Teil des Eusporiums. Unten: Die Anlagerung von Eusporium-Material unterbleibt, die Apophysenwand übernimmt die Funktionen der Sporenwand.

Druck nicht mehr gewachsen ist. Es bildet sich so die Gasblase und gleich darauf zerreißt die Apikularwand an ihrer dünnsten Stelle, d. h. über dem Sterigmapfropfen. Es ist durchaus möglich, daß das Punctum lacrymans die Riß-Stelle vormarkiert. Der unter Druck stehende Inhalt des Apikulus tritt rasch aber unvollständig aus, und durch einen Raketen-Effekt springt die Spore ab. Der Apikularinhalt ist aber nicht trockenes Gas, sondern besteht aus einer schleimigen Gaslösung, vielleicht einem Schaum. So kommt es, daß die abspringende Spore durch den Ablösemechanismus benetzt wird. Der Schub ist anfänglich recht groß, die Spore beschleunigt rasch, aber infolge des sehr beschränkten Volumens des Apikularmarkes dauert der Schub nur sehr kurze Zeit.

Diese Absprung-Hypothese wird durch die Morphologie des Apikulus, das Auftreten des Tropfens und der Gasblase und der Tatsache unterstützt, dass bei hohem Druck keine Sporen von den Sterigmen springen (Ingold & Dann, *1968*).

Es wird meist angenommen, daß Sporen aus einem Sporenpulver, also abgesprungene Sporen, reif sind. Dies wird wohl vielfach der Fall sein, doch sind die Entwicklung des Ablösemechanismus und die Wandsynthese nicht immer korreliert. Vielleicht sind auch andere Reifungsprozesse zur Zeit des Sporenabsprunges nicht vollständig durchgeführt. Ein schönes Beispiel für eine nach dem Absprung weitergehende Wandsynthese und Differenzierung finden wir bei *Hebeloma sinapizans*. Im Sporenpulver einer Kollektion dieser Art wurden von glatten bis stark ornamentierten Sporenwänden zahlreiche Übergänge gefunden (Taf. 45B, C).

Im Jahre 1969 haben Pegler & Young aufgrund Rasterelektronenoptischer Untersuchungen zwei Hilum-Typen unterschieden: den ‚nodulose type' und den ‚open pore type'. Letzterer ist mit großer Wahrscheinlichkeit aus Hilum und Punctum lacrymans zusammengesetzt (Hugueney, *1975*).

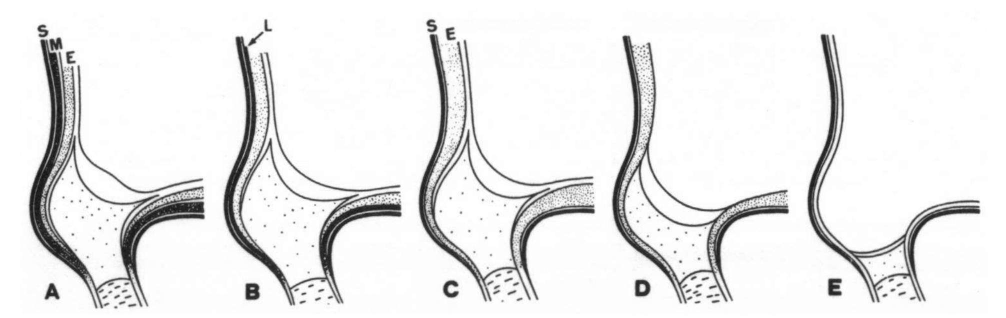



Abb. 4. Schema der Phasen der zweiten Stufe der Exogenisation. — A. Voll ausgebildetes Myxosporium (M) und Endosporium (E). Differenzierungen des Myxosporiums nicht berücktichtigt. S = Sporothecium. — B. Myxosporium reduziert auf eine Leptotunica (L). — C, D. Ohne Myxosporium. — C. Voll ausgebildetes Eusporium. — D. Reduziertes Eusporium, das 'Endosporium' ist auf den Apikulardeckel beschränkt. — E. Eusporium nur noch als Apikulardeckel rudimentär vorhanden. Die Apophysenwand hat die Funktionen der Sporenwand übernommen.

### Morphologie des Apikulus während der zweiten Stufe der Exogenisation

Die Reduktion des Eusporiums auf der zweiten Stufe der Exogenisation, wie sie im diesbezüglichen Abschnitt beschrieben wurde, hat auch eine Modifikation der Apikularstruktur zur Folge (Abb. 4).

Der Apikulardeckel und die Apikularwand werden vom Corium oder der innersten Zone der Coriotunica gebildet. Mit der Reduktion des Eusporiums werden diese Zonen ebenfalls zurückgebildet, bis davon nur noch ein dünner Apikulardeckel vorliegt, der wie in die Sporenwand eingehängt erscheint. Zugleich verschiebt er sich sterigmawärts, und der Apikulus wird zum Teil mit Cytoplasma der Spore gefüllt. Einige Beispiele mögen dies erläutern.

Bei *Pholiota caespitosa* (Taf. 46A) wird der linsenförmige Apikulardeckel von der inneren, durchgehenden Zone der Coriotunica gebildet. Die Apikularwand ist im oberen Teil von der Coriotunica bedeckt. Entspricht der Zeichnung C der Abbildung 4.

Bei *Agaricus abruptibulbus* (Taf. 46B) ist die innerste Zone der Coriotunica nicht durchgehend, sondern auf den Apikulardeckel beschränkt. Die Coriotunica bedeckt die Apikularwand.

Bei *Tubaria furfuracea* (Taf. 46C) beschränkt sich die innere, helle Schicht der Coriotunica auf den Apikulardeckel. Weder die Sporenwand, noch die Apikularwand sind von einer homologen Schicht bedeckt. Entspricht der Zeichnung D der Abbildung 4.

Bei *Hygrophorus melizeus* (Taf. 46D) ist der Apikulus vom Cytoplasma der Spore erfüllt. Der Apikulardeckel beschränkt sich auf einen dünnen, eingehängten Schild. Entspricht der Zeichnung E der Abbildung 4.

## DIFFERENZIERUNGEN DES SPORENSCHEITELS

Viele Sporen, vor allem die dünnwandigen, weisen keine Scheitel-Differenzierung auf. Bei anderen Basidiosporen, besonders vielen dickwandigen, werden lichtoptisch seit 1866 der Keimporus (de Bary, *1866*: 127) und seit 1931 der Kallus (Heim, *1933*: 55) unterschieden. (Tulasne, *1853*, hat ‚pore germinatif' für Rostsporen gebraucht).

Die Scheitel-Differenzierungen vieler Sporen wurden von Meléndez-Howell (*1962*) elektronenoptisch untersucht. Die Autorin unterscheidet 6 verschiedene Strukturen, die im Text allgemein als ‚différenciations', seltener als ‚pore germinatif' beschrieben werden, und nur am Schluß wird des Kallus erwähnt (l. c.: 591): „Le terme de cal répondrait bien à certains pores de nos types δ et ω, … ."

### Keimporen

Die porusförmige Scheiteldifferenzierung kann sehr eng bis sehr breit, gerundet oder gestutzt sein und kann sich sogar im vorgezogenen Scheitel befinden. Charakteristisch ist, daß die Tegumente in dieser Scheitelzone (oft verhältnismäßig brüske)

Veränderungen ihrer gegenseitigen Proportionen aufweisen, aber in ihrer Feinstruktur nicht verändert sind (Beispiel Taf. 47B; vgl. Clémençon, *1974*).

## Papillen

In der Arbeit von Meléndez-Howell (*1962*) werden keine Cortinarien untersucht. Die papillenförmige Scheiteldifferenzierung vieler Cortinariensporen weist eine besondere Struktur auf, die vielleicht teilweise der Struktur ω von Meléndez-Howell entspricht.

Das Besondere an der Papille besteht darin, daß eine Veränderung der Feinstruktur der Tegumente auftritt. Diese sind schwammig-schaumig bis löcherig aufgedunsen (Taf. 47A). Es ist aber zu bemerken, daß diese Veränderungen auch an flachen Scheiteln auftreten können, wo sie lichtoptisch kaum oder nur als im Brechungsindex veränderte Stelle gesehen werden können (Clémençon, *1973*).

## Kallus

Es besteht eine gewisse Unsicherheit darüber, was der Heim'sche Kallus eigentlich ist, und in der auf lichtoptischen Beobachtungen beruhenden Literatur können drei einander oft widersprechende Auffassungen gefunden werden.

(a) De Kallus wird als dünne Stelle verstanden. Singer (*1975*): „a thinner-walled apical region that is more or less convex or even callously protracted rather than truncate." Smith & Singer (*1964*: 6): „... the existence of a callus (thin spot) ...", Moser (*1967*): „dünnwandige, konvexe (nicht abgestutzte) Stelle der Sporenwand am apikalen Ende."

(b) Der Kallus wird auch der apikalen Papille vieler Cortinariaceen gleichgestellt. Singer (*1975*) schreibt für *Hebeloma*: „with a callus at the apex", für *Rozites* „without germ pore but more or less mucronate with a callus", für *Cortinarius* „without a germ pore but often with a distinct callus." In diesem Sinne wurde die Scheitelpapille von *Cortinarius* auch von Clémençon (*1973*) als Kallus bezeichnet, was von Kühner (mündlich) beanstandet wurde.

Es sei bemerkt, daß viele *Hebeloma*-Arten eine Papille, andere aber einen Kallus aufweisen, aber man ist geneigt, die Papille als Kallus zu bezeichnen, da *Hebeloma* eine Cortinariacee ist und die einzige europäische Art von *Rozites* eine deutliche Papille hat.

(c) Die Abgrenzung des Heim'schen Kallus gegenüber dem Keimporus wird als schwierig und unsicher empfunden. Singer (*1975*) schreibt: „Undoubtedly, the transition from a callus to a pore is not quite a sharp one." Kühner & Romagnesi (*1953*): „différenciation ... qui peut être comparée au pore germinatif, mais qui est sensiblement moins large et plus difficilement visible...." Josserand (*1952*): „ce terme ... désigne une sorte de pore étroit et surtout mal individualisé".

In der Erstbeschreibung („Definition") des Kallus braucht Heim (*1931*: 55) Bezeichnungen wie „discontinuité", „réfringence différente" und „disposition caractéristique", die nichts über die Struktur des Kallus aussagen. Als Beispiele werden *Pholiota carbonaria* und *Hebeloma radicosum* genannt.

Das Elektronenmikroskop zeigt, daß die Sporenscheitel von *Pholiota carbonaria* (Taf. 48A) und von *Hebeloma radicosum* (Taf. 48B) von innen her verdünnt sind. Das Cytoplasma ist papillenförmig in eine entsprechende Vertiefung der Sporenwand vorgezogen.

Diese Struktur hat eine gewissen Ähnlichkeit mit der porusförmigen Scheiteldifferenzierung, so dass kaum ein fundamentaler Unterschied zwischen Kallus und Porus besteht, es sei denn, die vom Cytoplasma ausgefüllte Verdünnung der Sporenwand werde als fundamental betrachtet.

Von allen bereits zitierten lichtoptischen Beschreibungen treffen nur diejenigen zu, die eine dünne Stelle für wesentlich halten. Die Papillen der Cortinariaceen sind keine Kallen.

Die Scheiteldifferenzierungen können zusammenfassend in zwei Klassen und drei Gruppen gegliedert werden.—

(1) Differenzierungen ohne wesentliche Veränderung der Feinstruktur:
- (1a) Porus, ohne merkliche Verdünnung von innen her.
- (1b) Kallus, mit einer merklichen Verdünnung der Wand von innen her.

(2) Differenzierungen mit wesentlicher Veränderung der Feinstruktur,
- (2a) Papillen, mit schaumig bis löcheriger Veränderung der Tegumente.

## Verdankungen

Die vorliegende Arbeit konnte dank finanzieller Unterstützung des Schweizerischen Nationalfonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung durchgeführt werden.

Ich danke der Société Academique Vaudoise für finanzielle Beihilfe an die Druckkosten.

## **Summary**

In an attempt to find the basic architecture underlying the known structures of the basidiospore walls some developmental patterns of the formation and reduction of the wall teguments are described.

Spore walls are built from two classes of substances differing in their aspect in the electron microscope: an electron dense material and an electron transparent material. These two classes, by mixing and separation, form two classes of teguments, the eusporium and the myxosporium. The teguments are modified by differentiation and reduction processes.

A processus called exogenisation leads from an endospore to a false exospore and

eventually to a true exospore. A false exospore is morphologically an endospore but functionally an exospore. The wall of the apophyse contributes to the formation of the spore wall. The external layer becomes the sporothecium, the internal layer contributes to the myxosporium if it gelatinizes or to the eusporium if it does not gelatinize. Total reduction of the true spore wall leads to a replacement of the spore wall by the apophyse wall and thus to a true exospore.

Some morphologic observations suggest that the basidiospore is not projected by the basidium, but that it actively jumps off the sterigma.

## LITERATUR


BESSON, M. A. (1970). Ultrastructure de la paroi sporique amyloïde et ornée de quelques Hyménomycètes. *In* C.r. Acad. Sci., Paris **271**: 964–967.

—— (1972). Contribution à la connaissance de l'infrastructure de la paroi sporique des Hyménomycètes. Thèse de doctorat, Univ. Claude Bernard, Lyon.

BESSON, M. A. & KÜHNER, R. (1972). Recherches morphologiques et ontogéniques sur la paroi sporique et le pore germinatif des *Panaeolus* (Fr.) Quél. (Agaricales). *In* C.r. Acad. Sci., Paris **274**: 1915–1920.

BULLER, A. H. R. (1909). Researches on Fungi **1**. London.

—— (1922). Researches on Fungi **2**. London.

CAPELLANO, A. & KÜHNER, R. (1975). Architecture de la paroi sporique des Volvariacées (Basidiomycètes – Agaricales) en microscopie photonique et électronique. *In* Bull. Soc. Linn. Lyon **44**: 4–21.

CLÉMENÇON. H. (1970) Bau der Wände der Basidiosporen und ein Vorschlag zur Benennung ihrer Schichten. Z. Pilzk. **36**: 113–133.

—— (1973). Die Wandstrukturen der Basidiomyceten. III. *Cortinarius* und *Dermocybe*. Z. Pilzk. **39**: 121–144.

—— (1974). Die Wandstrukturen der Basidiosporen. V. *Pholiota* und *Kuehneromyces*, verglichen mit *Galerina* und *Gymnopilus*. Z. Pilzk. **40**: 105–126.

DE BARY, A. (1866). Morphologie und Physiologie der Pilze, Flechten und Myxomyceten. Leipzig.

FAYOD, V. (1889). Prodrome d'une Histoire Naturelle des Agaricinés. *In* Ann. Sci. nat. (Bot.) VII **9**: 181–411.

HEIM, R. (1931). Le genre *Inocybe*. *In* Encycl. mycol. **1**.

HORAK, E. (1968). Synopsis generum agaricalium. (Die Gattungstypen der Agaricales). *In* Beitr. Kryptog. fl. Schweiz **13**.

HUGUENEY, R. (1972). Ontogénèse des infrastructures de la paroi sporique de *Coprinus cineratus* Quél. var. *nudisporus* Kühner (Agaricales). *In* C.r. Acad. Paris **275**: 1495–1498.

—— (1975). Morphologie, ultrastructure et développement de l'apicule des spores de quelques Coprinacées: Etude particulière du punctum lacrymans. *In* Bull. Soc. Linn. Lyon **44**: 249–256.

INGOLD, C. T. & DANN, V. (1968). Spore discharge in fungi under very high surrounding air-pressure, and the bubble-theory of ballistospore release. *In* Mycologia **60**: 285–289.

JOSSERAND, M. (1952). La description des champignons supérieurs. *In* Encycl. mycol. **21**.

KNECHT, J. (1975). Das Trockengewicht der Sporen von *Tricholomopsis rutilans* (Schff. ex Fr.) Sing. *In* Schweiz. Z. Pilzk. **53**: 101–105.

KÜHNER, R. & ROMAGNESI, H. (1953). Flore analytique des champignons supérieurs. Paris.

LEACH, C. M. (1976). An electrostatic theory to explain violent spore liberation by *Drechsleria turcica* and other fungi. *In* Mycologia **68**: 63–86.

MELÉNDEZ-HOWELL, L.-M. (1967). Recherches sur le pore germinatif des basidiospores. *In* Ann. Sci. nat. (Bot.) XII **8**: 487–638.
MOSER, M. (1967). Die Röhrlinge und Blätterpilze. Kleine KryptogFl. II b/2.
OLIVE, L. S. (1964). Spore Discharge Mechanism in Basidiomycetes. *In* Science **146**: 542–543.
PEGLER, D. N. & YOUNG, T. W. K. (1969). Ultrastructure of Basidiospores in Agaricales in Relation to Taxonomy and Spore Discharge. *In* Trans. Br. mycol. Soc. **52**: 491–496.
—— & —— (1971). Basidiospore morphology in the Agaricales. *In* Beih. Nova Hedwigia **35**.
SALIVE, D. B. O. (1965). Spore Discharge in Basidiomycetes: A Unified Theory. *In* Science **147**: 165–167.
SINGER, R. (1975). The Agaricales in Modern Taxonomy, 3rd Ed. Vaduz.
SMITH, A. H. & SINGER, R. (1964). A Monograph on the Genus *Galerina* Earle. New York and London.
TULASNE, R. L. (1853). Note sur la germination des spores des Urédinées. *In* C.r. Acad. Sci. Paris **36**: 1–4.
NIEL, C. B. VAN, GARNER, G. E. & COHEN, A. L. (1972). On the Mechanism of Ballistospore Discharge. *In* Arch. Mikrobiol. **84**: 129–140.

## ERLÄUTERUNGEN DER TAFELN 38–48

### TAFEL 38

Übergang der Basidienwand in die Sterigmenwand: Verschwinden der äußeren, schleimigen Schicht. *Psathyrella subastrata*, × 33.000.

### TAFEL 39

Fig. A. Sporothecium mit Endo- und Ektosporothecium (oberer und unterer Pfeil). *Agrocybe splendida*, × 100.000.

Fig. B. Anlagerung der eigentlichen Sporenwand (Pfeil) and die Apophysenwand. *Lepista sordida*, × 50.000.

Fig. C. Unregelmäßig gezonte Coriotunica, *Pholiota* (*Kuehneromyces*) *caespitosa*, × 25.000.

Fig. D, E. Mechanisch getrennte Eusporien und Myxosporien. *Hebeloma mesophaeum*, × 1600. — Fig. D. Phasenkontrast. — Fig. E. Hellfeld, Toluidinblau, Endosporium gefärbt und am unteren Ende aufgesprungen. C = Cytoplasma, E = Endosporium, M = Myxosporium.

### TAFEL 40

Fig. A. Tunica, *Rhodophyllus incanus*, × 50.000.

Fig. B. Homogene Epitunica von *Galerina medullosa*, eine glattsporige Art, × 50.000.

### TAFEL 41

Fig. A. Sterigma und basaler Teil der noch unreifen Spore von *Psathyrella subatrata*, × 50.000 Die äußere Schleimschicht tritt wieder auf, und die Sterigmenwand ist in die dunkle Leptotunica fortgesetzt. Die Coriotunica wird gegen innen vom Plasmalemma begrenzt.

Fig. B. Unregelmäßiges Mucostratum, *Tubaria dispersa*, × 30.000.

### TAFEL 42

Unregelmäßiges Mucostratum, *Tubaria dispersa*, × 10.000.

## TAFEL 43

Unregelmäßiges Mucostratum, *Lyophyllum fumatofoetens*, × 10.000.

## TAFEL 44

Fig. A. Lockeres, flockiges Sporothecium, direkt auf der Curiotunica aufliegend. *Inocybe geophylla*, × 50.000.

Fig. B. Lockeres Sporothecium, direkt auf der Coriotunica aufliegend. Die äußerste Zone der Coriotunica ist stärker tunikisiert und erscheint deshalb dunkler. *Lepiota cristata*, × 50.000.

Fig. C. Stark tunikisierte, fast gallertige Coriotunica von *Tubaria furfuracea*, × 50.000.

Fig. D. Nackte, schwach tunikisierte Coriotunica von *Leucocortinarius bulbiger*, × 50.000.

Fig. E. Zwei sich berührende Sporen von *Amanita fulva*, × 50.000. Coriotunica schwach tunikisiert und pigmentlos. Die dünnen Sporothecien verschmelzen beim Kontakt.

Fig. F. Reife Spore von *Hydropus subalpinus*, × 50.000. Die eigentlichte Sporenwand ist durch die persistente Apophysenwand ersetzt worden.

Fig. G. Reife Spore von *Oudemansiella* (*Tricholomopsis*?) *platyphylla*, × 50.000. Die eigentliche Sporenwand ist durch die persistente Apophysenwand ersetzt worden.

## TAFEL 45

Fig. A. Punctum lacrymans, eine Differenzierung der Leptotunica bei *Psathyrella subatrata*. P. L. = Punctum lacrimans, ST = Sterigma, SP = Spore. Vgl. Tafel 41A, die eine andere Schnittebene darstellt und das Punctum lacrimans auf der rechten Seite tangiert.

Figs. B, C. Verschiedene Ausbildungs-Stadien der Epitunica bei Sporen aus frisch abgefallenem Sporenpulver von *Hebeloma sinapizans*, × 50.000.

## TAFEL 46

Figs. A–D. Apikularstrukturen verschiedener Stufen der Exogenisation, × 50.000.— Fig. A. Voll ausgebildete Struktur mit Myxosporium und Endosporium. Der Apikulardeckel setzt sich allseitig in ein ‚Endosporium' fort. *Pholiota* (*Kuehneromyces*) *caespitosa*. — Fig. B. Eusporium reduziert. Apikulardeckel setzt sich nicht seitlicht fort, und wirkt wie eingehängt. *Agaricus abruptibulbus*. — Fig. C. Die Synthese der elektronentransparenten Substanz ist stark reduziert, die Coriotunica wird dadurch weich und dunkel. Nur der Apikulardeckel ist schwächer tunikisiert und ist auf den Apikulus beschränkt. *Tubaria furfuracea*. — Fig. D. Letzte Stufe der Exogenisation. Das Eusporium ist nur noch als schlecht individualisierbarer Apikulardeckel zu finden (Pfeil). Die Sporenwand wurde durch die persistente Apophysenwand ersetzt. *Hygrophorus melizeus*. Vgl. Tafel 44G.

## TAFEL 47

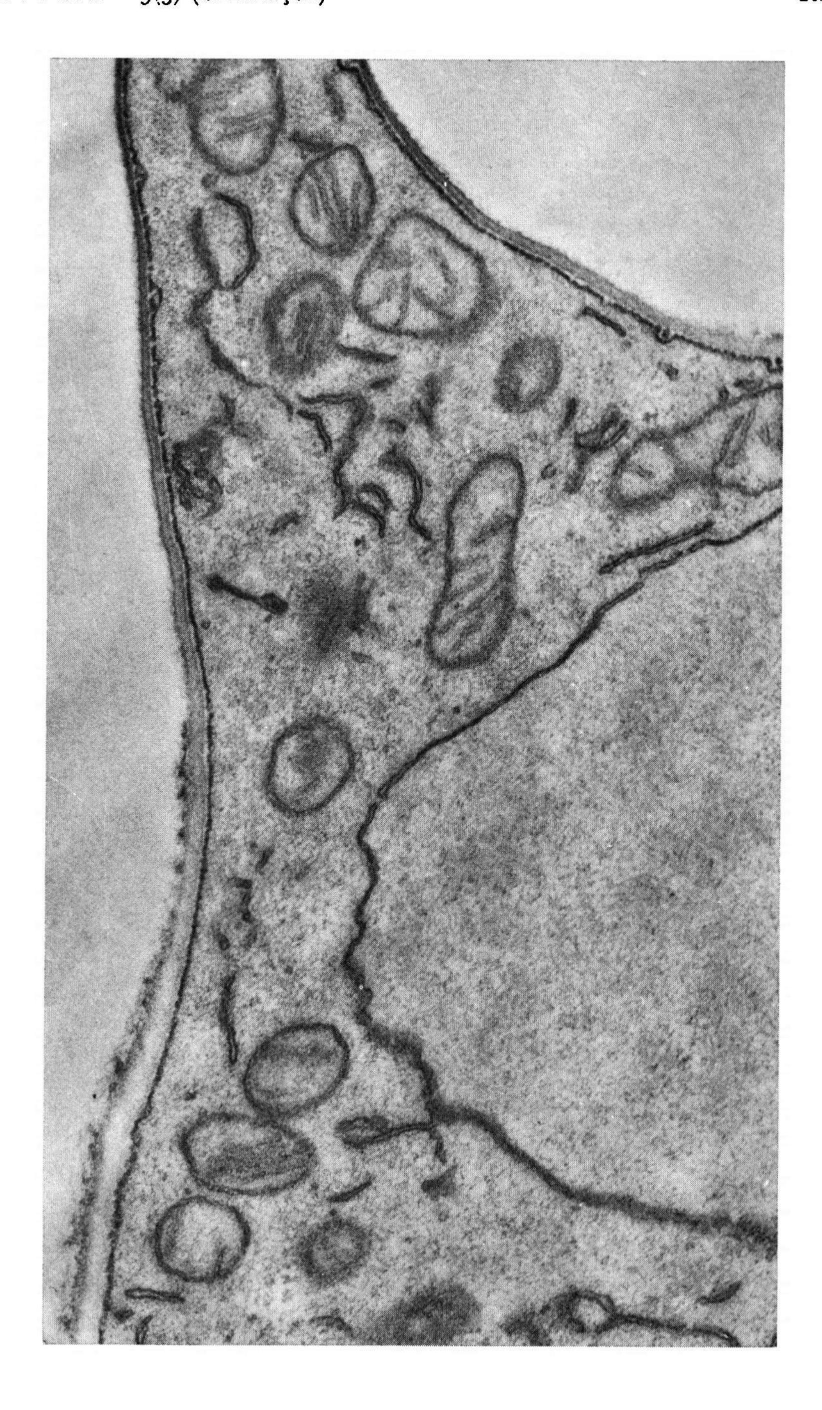
Fig. A. Beispiel einer Papille. *Cortinarius orechalcius*, × 50.000.

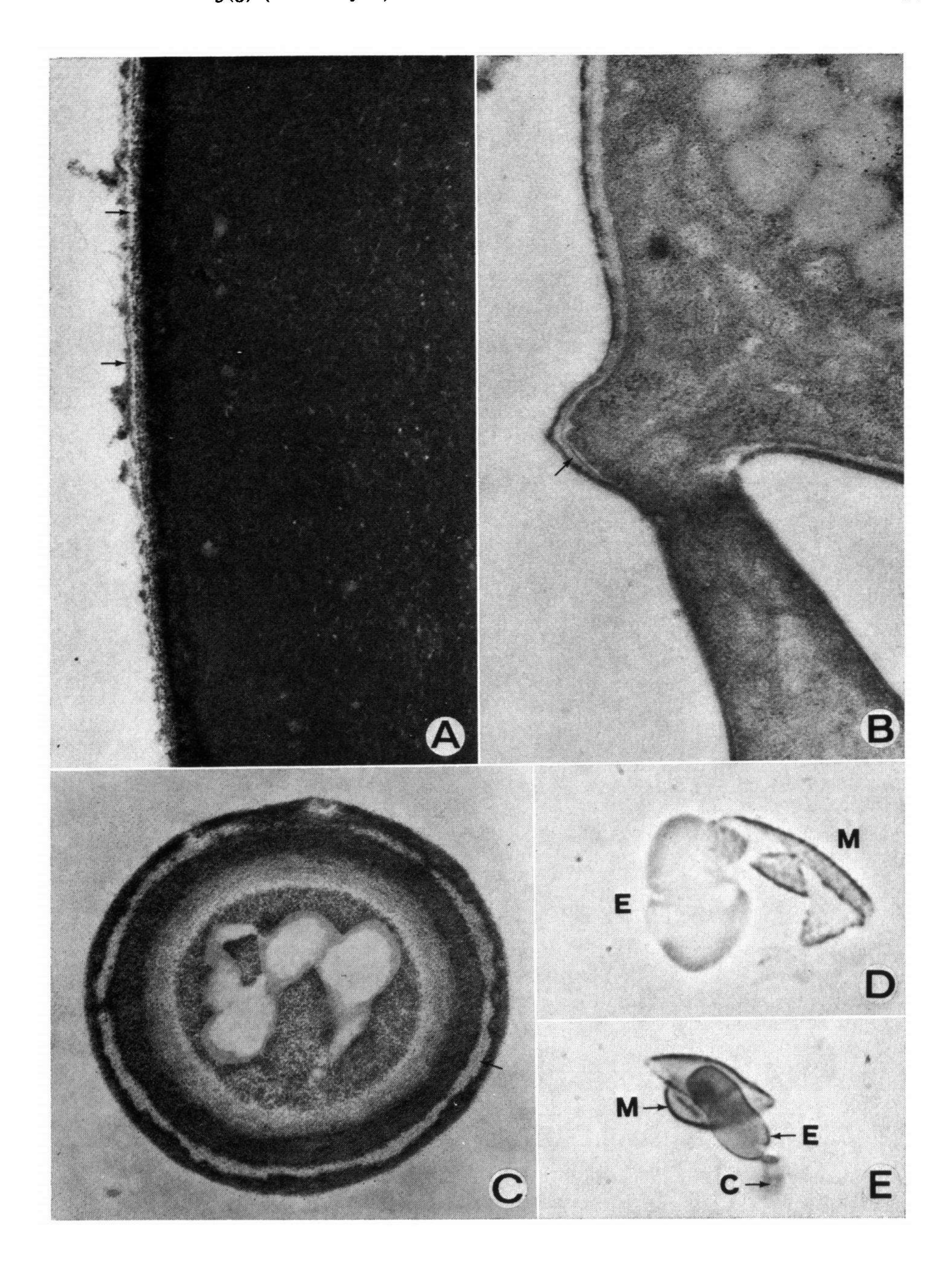
Fig. B. Beispiel eines Porus. *Pholiota* (*Kuehneromyces*) *bridgei*, × 50.000.

## TAFEL 48

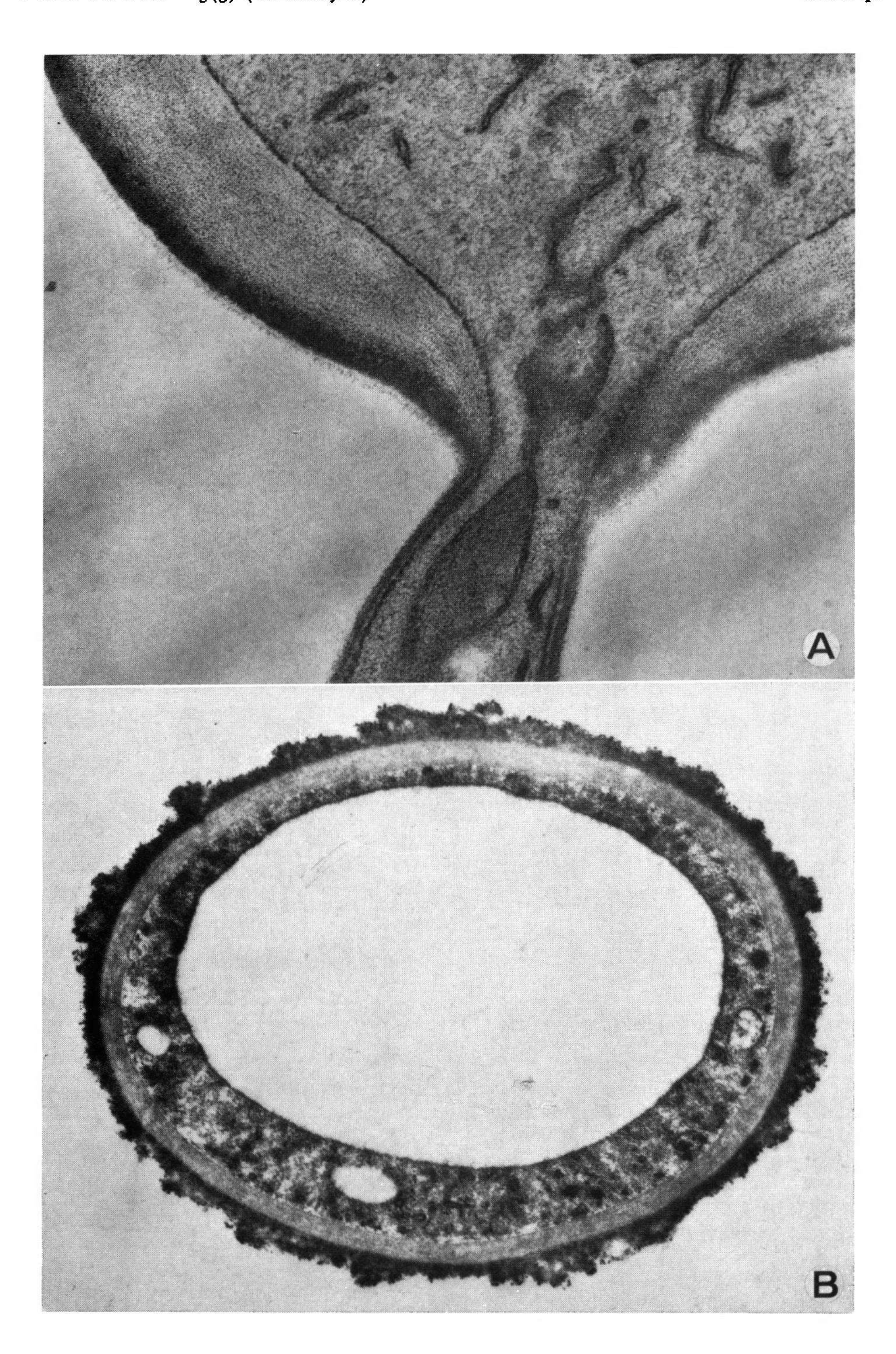
Fig. A. Kallus von *Pholiota carbonaria*, × 50.000.

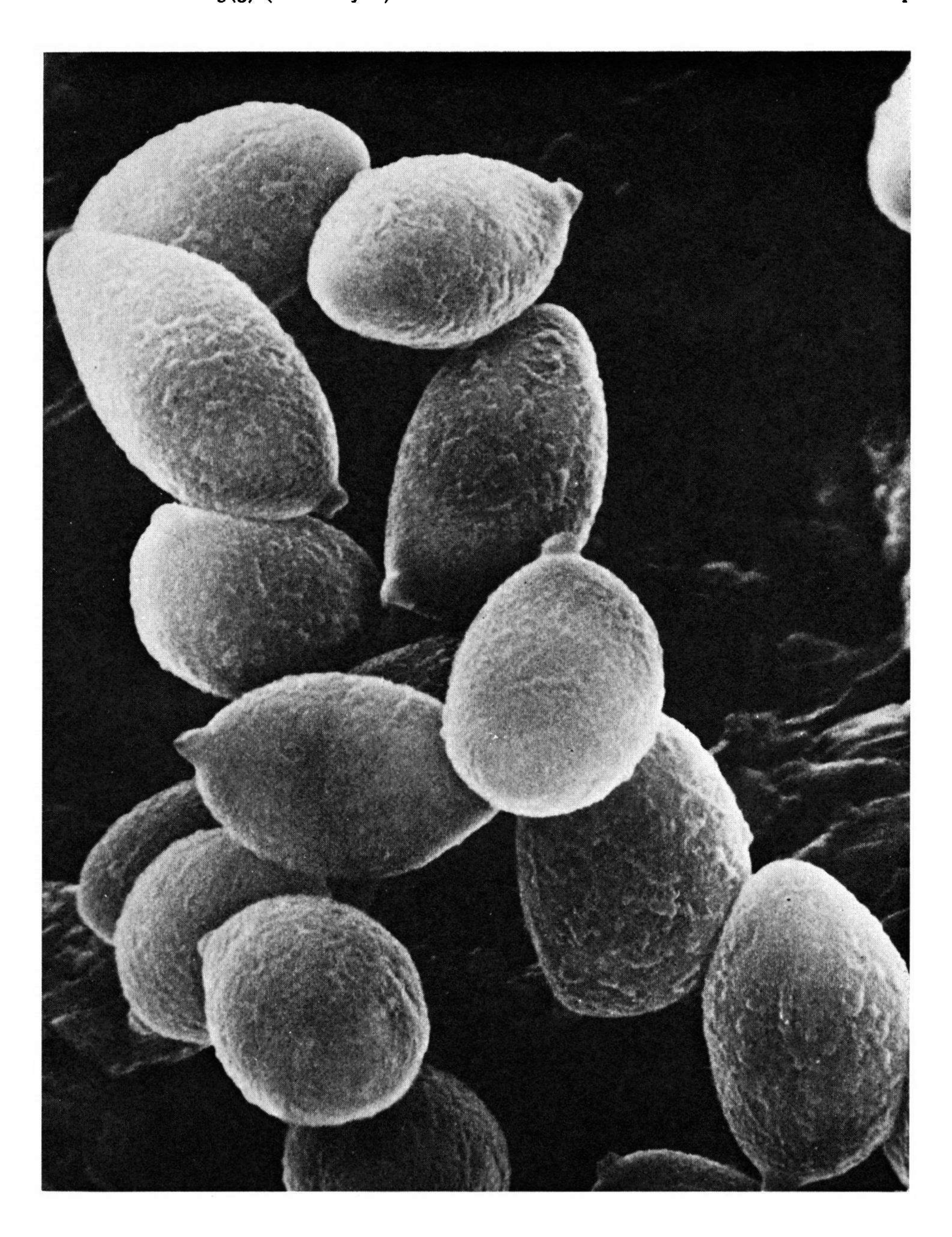
Fig. B. Kallus von *Hebeloma radicosum*, × 50.000.

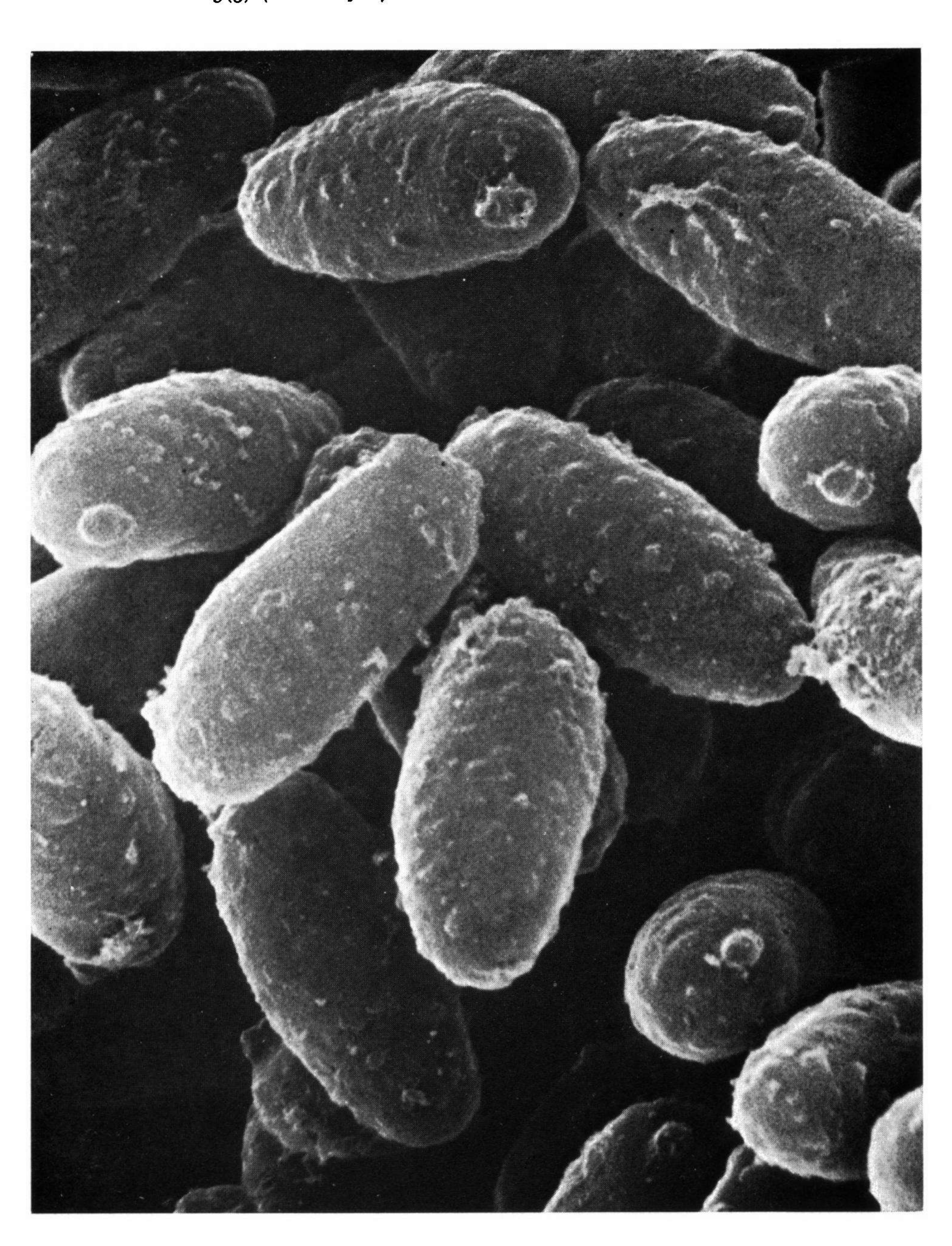


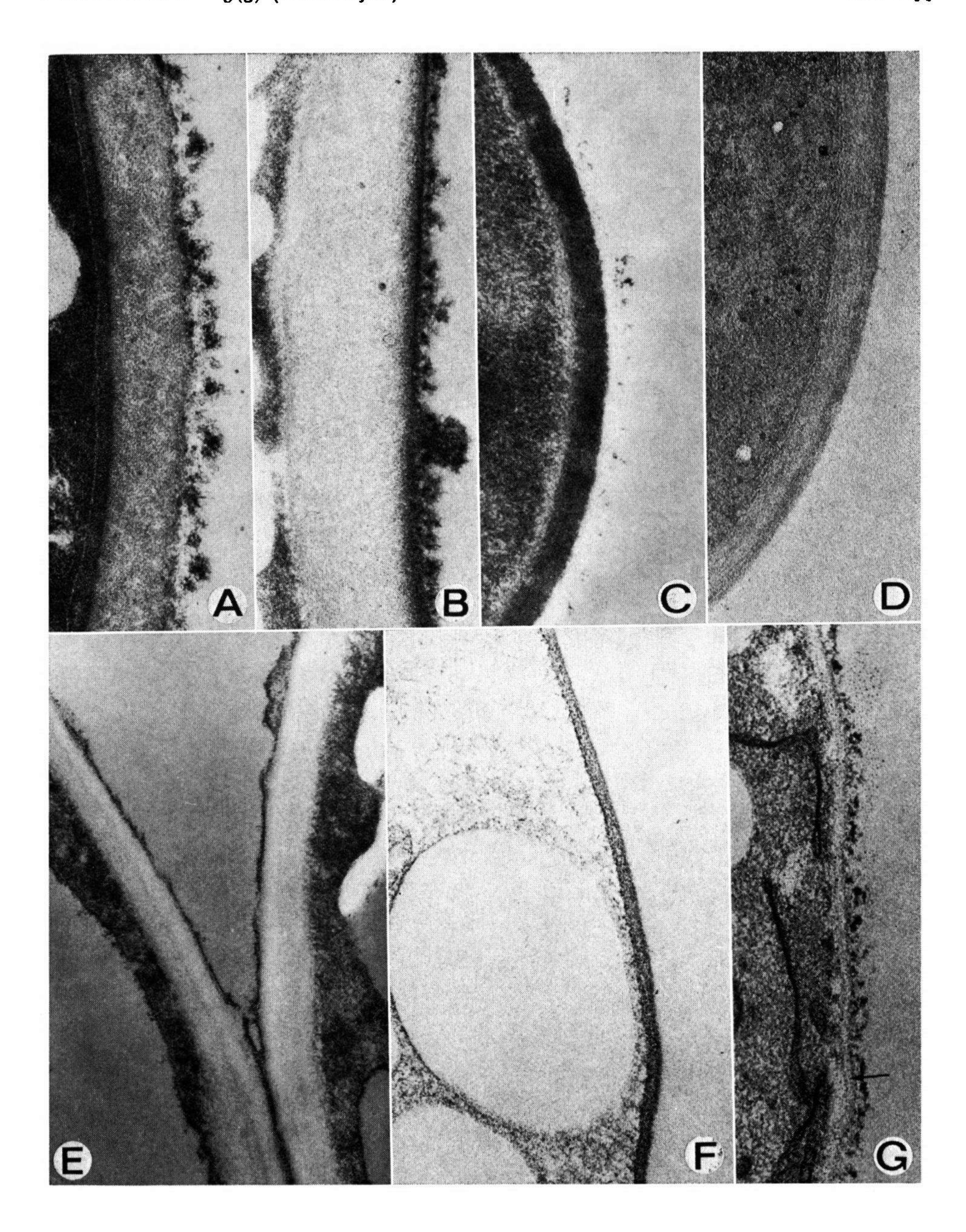

A
B
C
M
E
D
M
E
C
E

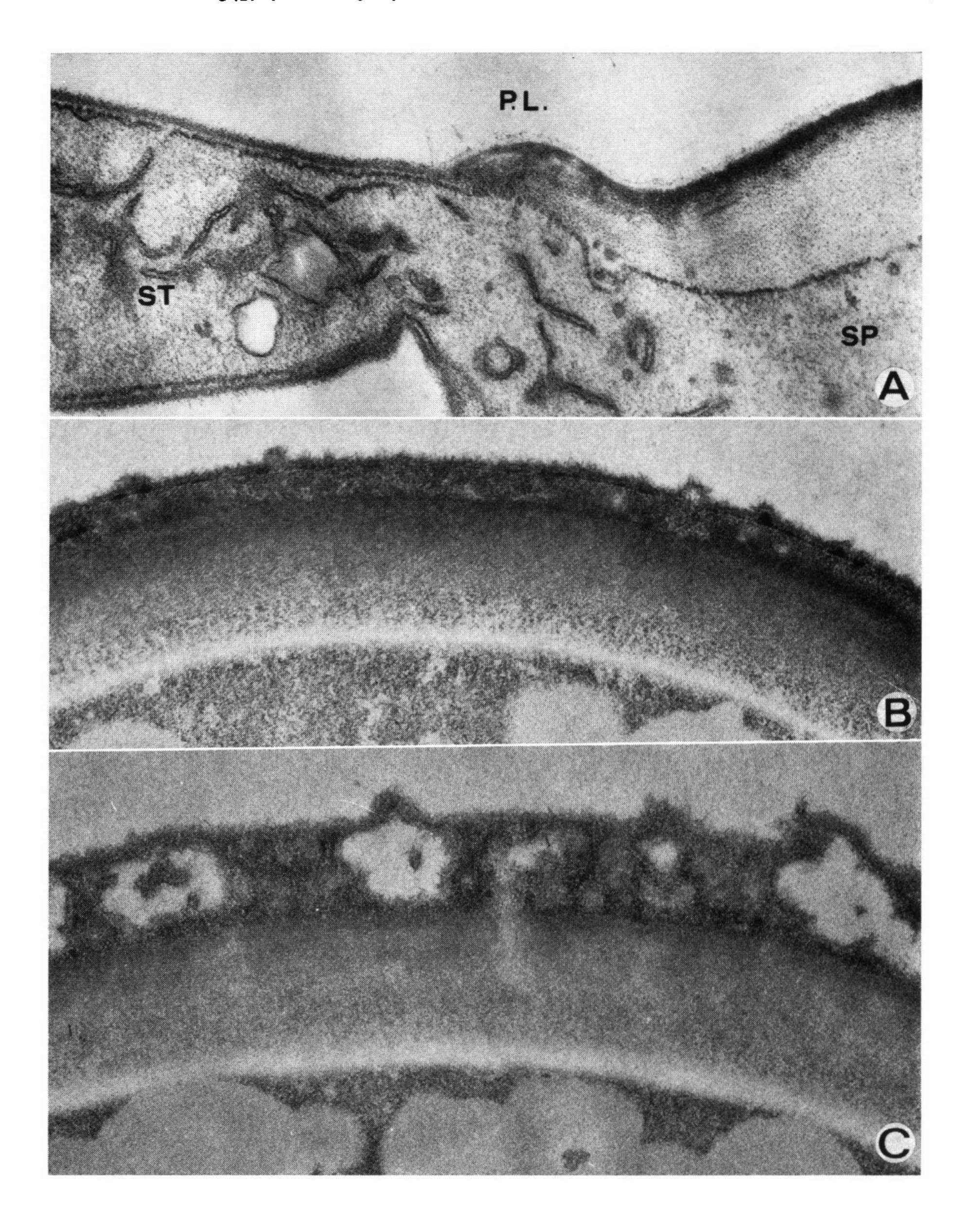

E
A
B

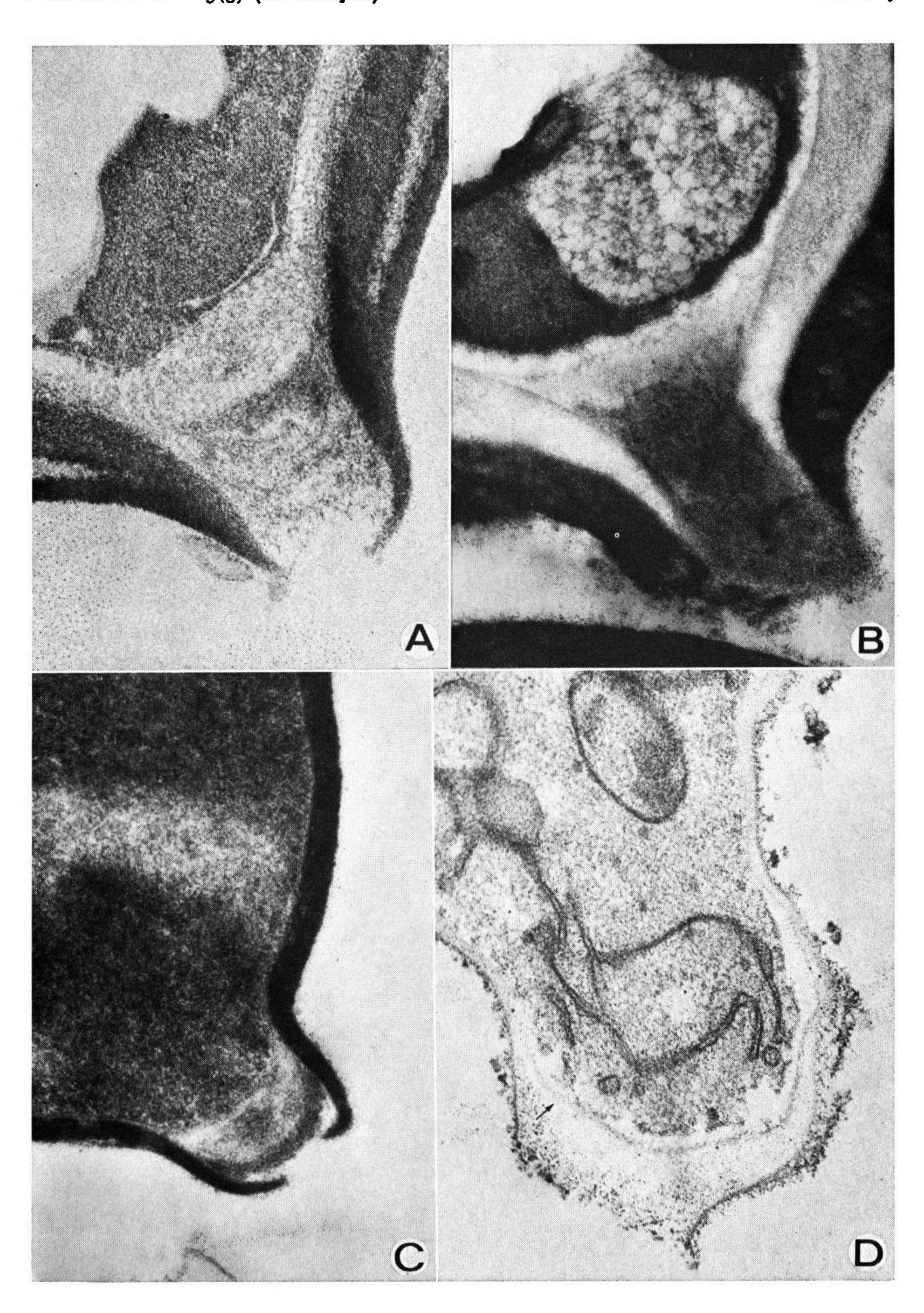

A
B

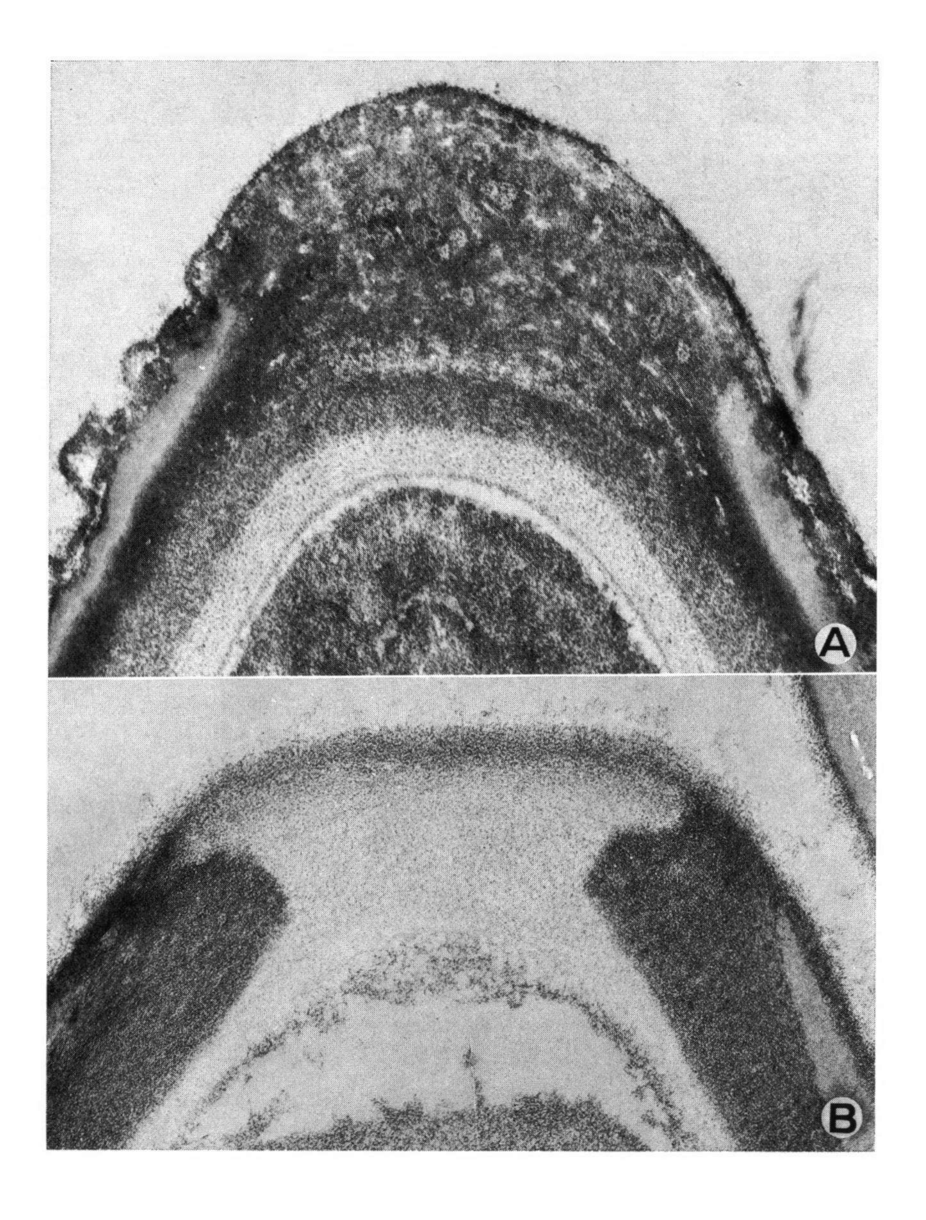


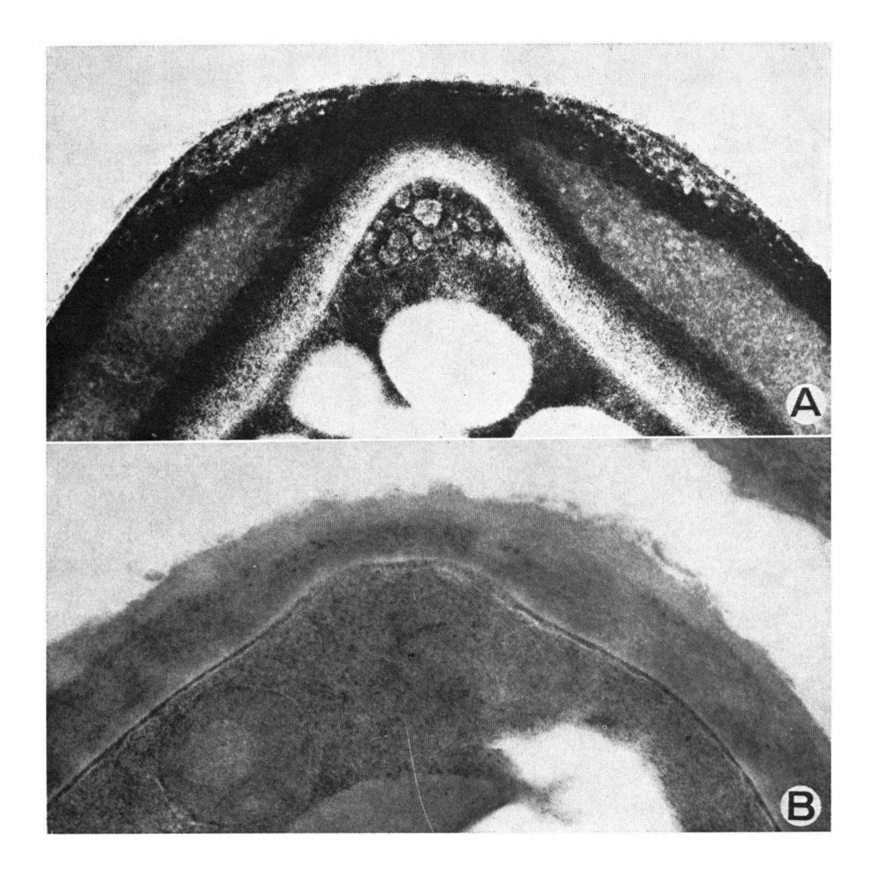



A
B
C
D
E
F
G


P.L.
ST
SP
A
B
C


A
B
C
D


A
B


A
B